Bull. Ecol., 1976, t. 7, 4, p. 417-430.

EFFETS ÉCOLOGIQUES DE LA POLLUTION ATMOSPHÉRIQUE SUR LES POPULATIONS ET COMMUNAUTÉS DE MICROARTHROPODES CORTICOLES (ACARIENS, COLLEMBOLES ET PTÉRYGOTES)

par Ph. LEBRUN

Ecologie animale, Laboratoire d'Ecologie Générale,
5, Place de la Croix-du-Sud, 1348 Louvain-la-Neuve (Belgique)

RÉSUMÉ

L'auteur a entrepris une étude quantitative sur les populations et les communautés de Microarthropodes des milieux corticoles en relation avec la pollution atmosphérique. En se basant sur l'étude de la végétation épiphytique réalisée par DE SLOOVER en 1964, la recherche a pour but de mettre en évidence des espèces animales bioindicatrices de niveaux de pollution par le SO_2 et de définir des critères biocénotiques résultant de la perturbation de la communauté animale. Un échantillonnage par quadrat a été réalisé dans 9 stations à deux moments de l'année, 25 quadrats d'écorces recouvertes d'algues et 25 de lichens étant prélevés chaque fois.

Les principales conclusions du travail sont les suivantes :

1. – L'hétérogénéité du milieu corticole, malgré le souci de standardisation des prélèvements, est considérable. Elle semble résulter surtout des disponibilités microspatiales et alimentaires.

2. – Les niveaux de pollution atmosphérique établis par la végétation épiphytique se confirment et un certain nombre de critères autécologiques et synécologiques se sont dégagés :
- la densité de population augmentant pour *Atropos divinatoria* (Psocoptère) et diminuant pour *Micreremus brevipes* et *Dometorina plantivaga plantivaga* (Acariens-Oribates) et *Entomobrya nivalis* (Collembole) en pollution croissante;
- la diminution de la densité des prédateurs en général allant de pair avec l'augmentation du niveau de pollution;
- le niveau de diversité spécifique.

3. – Concernant la diversité spécifique mesurée par la fonction H de Shannon, il apparaît paradoxalement une augmentation du niveau de diversité spécifique parallèle à l'accroissement de la pollution. Cette donnée contraire à la théorie (complémentarité de la stabilité et de la diversité) peut se justifier comme le résultat d'un état anarchique transitoire (voir figure 3).

SUMMARY

A quantitative study was performed in order to relate the populations and communities dynamics of bark dwelling Microarthropods with air pollution. The questions were whether it is possible first to find faunal bioindicators of SO_2 pollution and secondly to describe easily the communities resulting disturbance; 25 sample units of bark with algae and 25 with lichens were taken at two seasons in nine sites selected on basis of DE SLOOVER's study (1964) of epiphytic vegetation.

The mains conclusions are :

1. – Whatever care taken of standardisation of sampling technique, spatial pattern of animals showed great heterogeneity resulting from microcavities and food dispersion on bark.

2. – The pollution levels established with help of epiphytic vegetation were shown to be the same for Microarthropods. In particular we could put in light:
- increasing density of *Atropos divinatoria* and decreasing densities of *Microremus brevipes, Dometorina plantivaga* and *Entomobrya nivalis* with increasing pollution level;
- decreasing densities of predator populations with increasing pollution level;
- modifications of species diversity.

3. – About this last point, increase of species diversity (estimated by Shannon's H fonction) was shown related to increase of air pollution. This fact seems in opposition with the current meanings that diversity and stability are correlated; in our opinion this situation results from the transitory anarchic state of the disturbed community (see figure 3).

INTRODUCTION

L'utilisation de bioindicateurs comme éléments de diagnostic de la salubrité atmosphérique est une préoccupation majeure de nombreux écologistes d'aujourd'hui. Un grand nombre de travaux récents ont révélé l'intérêt considérable que présentent les cartes de pollution établies au départ d'études sur la végétation épiphytique. A cet égard, des recherches sur les lichens et les mousses corticoles ont vu le jour en de nombreux pays et illustrent bien l'expression de NYLANDER (1866) qui considérait ces végétaux comme véritables hygiénomètres de la qualité de l'air. Les études de BARKMAN (1958), de DE SLOOVER (1964, 1967, 1969), de PEARSON et SKYE (1965), de GILBERT (1965, 1969, 1970) de DE SLOOVER et LEBLANC (1968), de LEBLANC et DE SLOOVER (1970), de PYATT (1970), de SAUNDERS (1970), de LAMBINON (1973) de GEHU *et al.* (1973), de SUNDSTRÖM et HALLGREN (1973), de O'HARE (1973)... etc, réalisées en divers pays, ont établi les échelles de sensibilité et la formation de véritables cartes de répartition des polluants atmosphériques, en particulier le SO_2, basées sur la toxiphobie des lichens et mousses corticoles.

La recherche d'animaux bioindicateurs de niveaux de pollution atmosphérique est loin d'être aussi avancée. Deux travaux de ce genre seulement ont été publiés, à notre connaissance tout au moins, ceux de NOVAKOVA (1969) et de GILBERT (1971) consacrés à ce qu'on appellera la macrofaune (surtout Insectes, Myriapodes et Aranéides) par opposition à la faune que nous avons étudiée : les Microarthropodes (essentiellement Acariens, Collemboles et Psoques). Or, précisément, la position des animaux dans la séquence trophique des écosystèmes leur confère probablement un pouvoir d'intégration plus grand que la végétation et ceci doit inciter à rechercher des bioindicateurs animaux afin de détecter, mesurer, préciser et même nuancer les niveaux de pollution globale établis par l'analyse botanique.

Quatre conditions essentielles ont guidé notre étude :
- s'adresser à une faune en contact plus ou moins direct avec les polluants;
- se trouver en présence d'une *faune originale* riche en espèces et en individus;
- étudier un écosystème relativement simple afin de limiter au maximum la variabilité naturelle des populations;
- considérer une communauté animale largement répandue géographiquement.

Or le milieu et la faune des Microarthropodes corticoles répondent bien à cette définition comme de nombreux travaux sur les Microarthropodes l'ont montré (PSORCHN-WALCHER et GUNHOLD en 1957, TRAVÉ en 1963 et en 1969, NIEDBALA en 1969, LEBRUN en 1971 sur les Oribates; CASSAGNAU en 1961 sur les Collemboles, BROADHEAD en 1958 sur les Psoques, GABBUTT en 1968 et DUFFEY en 1969 sur les Aranéides, FAGER en 1968, ELBOURN en 1970 et ANDRÉ en 1974 sur l'ensemble des Arthropodes ou Collemboles corticoles). Ces recherches indiquent, non seulement une originalité certaine de cette biocénose, mais également son importance numérique appréciable, condition essentielle à une approche quantitative.

A propos des polluants atmosphériques dérivés du souffre, il n'est pas superflu de signaler que les travaux de VANEK (1967) et de FREITAG et HASTINGS (1973) ont mis en évidence l'utilisation possible d'Arthropodes édaphiques en matière de détection et de quantification de la polution de l'air.

II. — BUTS DE L'ÉTUDE

L'étude de cartographie botanique des zones de pollution basée sur la flore épiphytique rapportée par De SLOOVER (1964) a servi de point de départ à notre étude faunique. Comme le montre la figure 1 un certain nombre d'avantages découlaient de cette analyse floristique. On citera principalement :

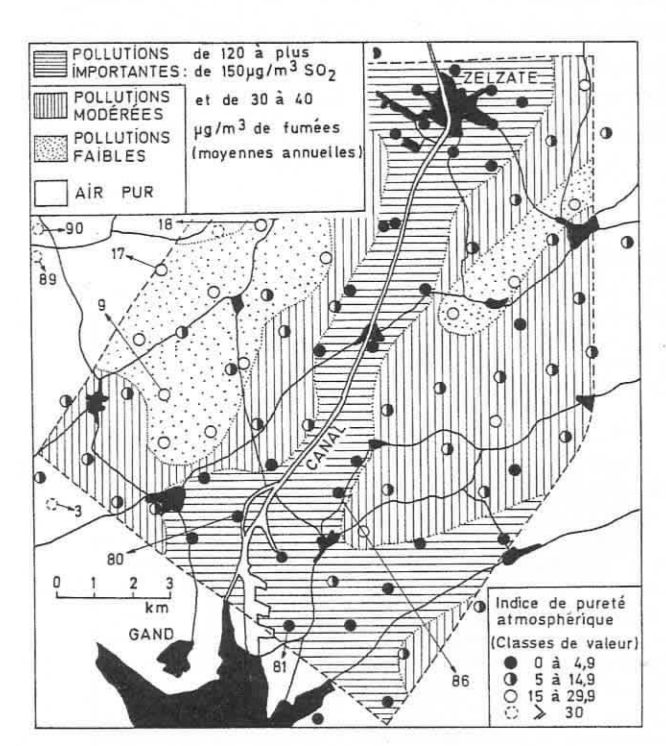


FIG. 1. — Carte de la région Gand-Zelzate montrant la zonation des pollutions atmosphériques. Les prélèvements de Microarthropodes ont été réalisés dans la zone fortement polluée (stations n° 80-81 et 86), dans la zone moyennement polluée (stations n° 9-17 et 18) et dans la zone de référence (stations n° 3-89 et 90). (Reproduit d'après DE SLOOVER, 1964).

– une délimitation précise des zones de pollution;
– l'existence de plus d'une centaine de stations avec relevés phytosociologiques et diverses données climatiques.

L'objectif principal de notre recherche était de vérifier si diverses caractéristiques des communautés animales sont également de nature à refléter le même gradient spatial de l'intensité des pollutions. D'autre part, comme but secondaire, nous nous proposions de mettre en évidence des espèces animales indicatrices qui auraient permis de préciser et même de nuancer les niveaux de pollution tels qu'établis.

Enfin, à défaut de déboucher sur des conclusions très précises en matière de pollution atmosphérique, cette recherche touche néanmoins à l'élargissement de nos connaisances des Microarthropodes de l'écosystème corticole que seul TRAVÉ (1963) a étudié de manière approfondie en ce qui concerne les Acariens Oribates.

III. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Comme un échantillonnage par quadrat a été réalisé, on s'est efforcé de contrôler au maximum la variabilité des résultats soit en standardisant les conditions du prélèvement soit en mesurant les variables. Deux groupes de facteurs sont à considérer; ceux inhérents à l'arbre d'une part, ceux relevant de la situation géographique et du temps d'autre part.

a) L'ARBRE.

En ce qui concerne l'arbre, il y a lieu d'envisager un certain nombre de facteurs : l'espèce végétale, son âge, son diamètre, son orientation, le fait qu'il soit isolé ou en rangée, la nature de la végétation épiphytique... Dans un souci de standardisation, nous avons caractérisé chaque station comme suit. Les arbres ont été choisis en rangée simple ou double de 25 individus au moins, c'est-à-dire le plus souvent des tronçons de routes ou de chemins campagnards. Il

s'agit de peuplier (*Populus « canadensis »*) de 50 cm environ de diamètre; il n'est pas inutile, en effet, de rappeler que les épiphytes montrent une grande spécificité vis-à-vis du phorophyte (De Sloover, 1964 *a*) et qu'à un recouvrement de lichens d'espèces différentes peuvent appartenir des faunes différentes (cf. Travé, 1963; André, 1974). D'autre part, l'âge et la dimension des arbres confèrent à l'écorce des propriétés hygrométriques très contrastées.

Comme il a été très difficile de sélectionner des tronçons de routes dans la même orientation, en chaque station les quadrats ont été prélevés dans le secteur compris entre le sud et l'ouest. Enfin, on a différencié les prélèvements de quadrats de lichens (principalement crustacés) des quadrats à recouvrement uniforme d'algues (*Protococcus « viridis »*).

b) Les stations et le temps.

Sur ces bases, 9 stations ont été choisies, 3 appartenant à la zone fortement polluée, 3 à la zone moyennement polluée et 3 servant de niveau de référence. Le choix de trois stations par zone de pollution implique donc un facteur de variation stationnelle qu'il sera possible de contrôler étant donné la répétition de 3 stations par zone (voir figure 1).

La dernière source de variabilité n'est pas la moins importante puisqu'il s'agit de la variation saisonnière, facteur particulièrement important pour les Microarthropodes dont les variations de densité sont parfois brusques et tranchées. Aussi, deux séries de prélèvements ont été réalisées, l'une en avril 1971 et l'autre en septembre 1971, moments de l'année où la faune des Microarthropodes est la plus abondante.

c) Echantillonage-extraction.

Le protocole d'échantillonnage est synthétisé au tableau 1. On précisera que les quadrats sont en moyenne de 40 cm² et 25 arbres sont examinés par station. Deux quadrats sont prélevés par arbre, l'un d'écorce recouverte d'algues, l'autre de lichens. Le caractère aléatoire du prélèvement fait espérer que

Tableau 1

Protocole d'échantillonnage

<table>
<tr><th rowspan="2"></th><th colspan="3">Zone A
Fortes pollutions</th><th colspan="3">Zone B
Pollutions moyennes</th><th colspan="3">Zone C
Pollutions faibles</th></tr>
<tr><th>Sation 1
n° 80</th><th>Station 2
n° 81</th><th>Station 3
n° 86</th><th>Station 1
n° 3</th><th>Station 2
n° 9</th><th>Station 3
n° 17</th><th>Station 1
n° 18</th><th>Station 2
n° 89</th><th>Station 3
n° 90</th></tr>
<tr><td rowspan="2">Temps 1
Avril</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td></tr>
<tr><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Temps 2
Septembre</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td rowspan="2">25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
d'algues</td></tr>
<tr><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td><td>25 quadrats
de 40 cm²
de lichens</td></tr>
</table>

les sources de variation n'agiront pas systématiquement dans un sens déterminé. Cette impression est appuyée par le fait qu'on a prélevé un nombre appréciable de quadrats dans une même station.

Les quadrats sont prélevés à l'emporte-pièce et l'écorce est détachée au moyen d'un couteau. Un brossage au moyen d'une brosse à dent est effectué pour récolter les animaux logés dans les anfractuosités profondes, comme conseillé par TRAVÉ (1963). Les unités de prélèvement sont transportées dans des sacs en plastique. Au laboratoire elles sont placées dans des entonnoirs de Berlèse-Tullgrenn; l'extraction dure 15 jours. La faune est recueillie dans l'alcool à 75°. Elle est identifiée et dénombrée au binoculaire (grossissement de 20 à 200 *x*). Les identifications sont vérifiées au microscope interférentiel sur des préparations à l'acide lactique en lame ouverte.

d) LES ZONES DE POLLUTION.

La pollution atmosphérique dans la région prospectée est principalement due à des raffineries de pétrole. Le polluant principal est donc le SO_2. Cependant, les poussières et les fumées constituent également une cause importante de l'insalubrité atmosphérique et il y a tout lieu de croire, comme c'est souvent le cas, que des phénomènes de synergie interviennent dans l'atmosphère.

Notre étude, par conséquent, se fonde sur les effets écologiques d'une pollution atmosphérique globale.

Des mesures de teneur en SO_2 et en poussières ont été réalisées par DEROUANE *et al.* (1975) sur la période du 1er avril 1972 au 31 mars 1973. Les *concentrations moyennes* mesurées par ces auteurs montrent qu'autour du canal et au nord de l'agglomération gantoise (soit la zone de pollution importante établie par l'étude de la végétation épiphytique) il y a de 120 à plus de 150 $\mu g/m^3$ de SO_2 et de 30 à 40 $\mu g/m^3$ de fumées. Le SO_2 présente souvent des pointes dépassant largement les 500 $\mu g/m^3$.

IV. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

a) VUE D'ENSEMBLE ET INVENTAIRE DES MICROARTHROPODES.

Le tableau 2 montre que 20 espèces d'Acariens Oribates ont été dénombrées et parmi elles 9 espèces propres au milieu corticole (noms soulignés dans le tableau). Les autres espèces sont relativement répandues dans les biotopes muscicoles, le bois et surtout les sols aussi bien les landes que les prairies ou les forêts de feuillus ou de résineux (voir par exemple les synthèses présentées dans les travaux de LEBRUN, 1965 *a* et 1971). Il faut d'ailleurs souligner que ces espèces ne sont représentées que par quelques individus dont la présence se justifie par la présence concomitante d'humus logé dans les anfractuosités des troncs.

Pour les Collemboles, 8 espèces seulement ont été reconnues dont 3 au moins sont corticoles, le genre *Willowsia* étant corticole également. Parmi les insectes non Collemboles, nous avons retenu un certain nombre d'espèces seulement, soit parce que, comme les *Thrips*, elles sont abondamment représentées, soit parce qu'elles appartiennent sans équivoque au domaine corticole. Enfin, les dénombrements ont également porté sur d'autres Acariens qui ont été comptés globalement en raison des difficultés que présente leur identification. Il s'agit essentiellement des Actinédides et des Gamasides, ce dernier groupe offrant l'avantage d'être prédateur de Collemboles et d'immatures d'Oribates.

Par rapport à d'autres milieux, comme le milieu édaphique, la pauvreté de cet inventaire spécifique apparaît avec évidence. A titre de comparaison, en effet, les litières de forêt comportent généralement un minimum de quarante espèces d'Oribates et une bonne vingtaine de Collemboles; dans les conditions les plus favorables, comme les sols de chênaies mélangées à humus doux, il n'est pas exceptionnel de recenser plus de 100 espèces d'Acariens Oribates (voir LEBRUN, 1965).

TABLEAU 2

Relevé des principales espèces

(les noms soulignés se rapportent aux espèces caractéristiques du milieu corticole)

Oribates (20 espèces)	*Collemboles* (8 espèces)
Dometorina plantivaga plantivaga (Berlèse 1896)	*Entomobrya albocincta* (Templeton 1835)
Hemileius initialis (Berlèse 1908)	*Anuphorus laricis* (Nicolet 1942)
Phauloppia lucorum (C.L. Koch 1841)	*Vertagopus cinerea* (Nicolet 1841)
Zygoribatula exilis (Nicolet 1855)	*Willowia sp.*
Humerobates rostrolamellatus Grandjean 1936	*Orchesella cincta* (Linné 1758)
Camisia segnis (Hermann 1804)	*Entomobrya nivalis* (Linné 1758)
Micreremus brevipes (Michaël 1888)	*Entomobrya multifasciata* (Tullberg 1871)
Damaeus cf clavipes (Hermann 1804)	*Xenilla grisea* (Axelson 1900)
Provertex sp.	
Scheloribates cf latipes (C.L. Koch 1841)	
Oppia ornata (Oudemans 1900)	
Tectocepheus sp	
Suctobelba sp. 1	
Suctobelba sp. 2	*Autres*
Nanhermannia nanus (Nicolet 1855)	*Atropos "divinatoria"* O.F. Müll
Oppia nova (Oudemans 1902)	*Clothilla pulsatoria L.*
Oppia quadricarinata (Michaël 1885)	*Dromius quadrinotatus* Panz.
Platynothrus peltifer (C.L. Koch 1839)	*Dromius quadrimaculatus L.*
Eniochthonius minutissimus (Berlèse 1904)	*Phytocoris sp.* *Thrips sp.*

b) COMPARAISON DE L'ABONDANCE ET DE L'ABONDANCE RELATIVE.

Si l'on s'intéresse à présent à l'abondance des principales espèces, comme présenté au tableau 3, un certain nombre de constatations se dégagent. Ce tableau donne le nombre moyen d'individus prélevés par station c'est-à-dire la moyenne de 25 quadrats d'écorce. La représentation du tableau 3 permet une comparaison directe des effectifs selon la saison ou selon le niveau de pollution. On remarquera immédiatement un effet saisonnier se marquant à la fois sur le total des animaux pris en considération et dans le chef de quelques espèces; nous verrons que cet effet ne peut être considéré comme significatif que pour quelques espèces seulement.

En ce qui concerne le niveau de pollution, il semble y avoir un gradient d'abondance très net en avril à la fois pour le total de la microfaune et pour les principales espèces tandis que l'influence de la couverture épiphytique (soit algues, soit lichens) apparaît prépondérante pour un certain nombre d'Oribates.

Cependant, cette analyse globale reste sujette à caution. Il apparaît en effet, que la richesse sitétique des 3 groupes de stations est susceptible de varier considérablement dans le temps (comme c'est le cas de prélèvements de lichens en zone non polluée entre avril et septembre).

Suite à divers décalage phénologiques on peut être amené à constater une diminution des effectifs qui ne serait nullement due à la pollution. A ce propos, deux facteurs primordiaux n'ont pas été pris en considération et qui influencent directement la richesse d'un quelconque site : *l'importance volumétrique d'un prélèvement à surface constante* c'est-à-dire, en fait, l'importance des anfractuosités de l'écorce et d'autre part les disponibilités en nourriture, ce deuxième facteur étant fort dépendant du premier. Aussi, dans le tableau nous indiquons aussi les densités relatives qui présentent l'avantage de niveler les différences de richesse stationnelle et alimentaire.

Un certain nombre de constatations apparaissent ainsi avec plus de clarté comme, par exemple, un effet pollution se marquant notamment pour *Micreremus, Atropos* et *Humerobates* (voir tableau 3).

c) COMPARAISON DES DENSITÉS PAR ANALYSE DE VARIANCE.

L'analyse de variance va nous permettre de confirmer ces impressions générales car elle tient implicitement compte de la variabilité due à la saison, aux

TABLEAU 3

Comparaison globale de l'abondance des espèces

		Algues						Lichens			
		Avril			Septembre			Avril		Septembre	
		Très pollué	Peu pollué	Non pollué	Très pollué	Peu pollué	Non pollué	Peu pollué	Non pollué	Peu pollué	Non pollué
Micreremus brevipes	$\overline{X}$	5,80	15,09	25,20	5,39	9,27	7,83	5,05	7,67	5,63	1,83
	s^2	203,9	874,7	1646,6	253,6	449,7	157	201,2	447,4	448,3	16,8
	A.R.	39 %	71 %	77 %	42 %	49 %	61 %	23 %	16 %	34 %	22 %
Humerobates rostrolamellatus	$\overline{X}$	2,39	2,09	1,87	3,36	2,44	1,17	6,51	26,13	2,6	2,07
	s^2	30,1	28,2	18,9	41,3	16,6	6,34	359,3	9645,5	29,2	27,7
	A.R.	17 %	11 %	11 %	26 %	13 %	9 %	30 %	54 %	16 %	24 %
Dometorina plantivaga plantivaga	$\overline{X}$	0,07	0,60	0,2	–	4,09	0,24	0,96	0,41	3,76	0,55
	s^2	–	1,68	–	–	167,8	–	2,41	3,24	176,9	7,44
	A.R.	–	3 %	–	–	21 %	1 %	4 %	1%	24 %	7 %
Zygoribatula exilis	$\overline{X}$	0,25	0,49	0,51	–	0,11	0,05	0,67	0,23	0,07	0,04
	s^2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	A.R.	–	2 %	2 %	–	0,01	–	3 %	1 %	–	–
Atropos divinatoria	$\overline{X}$	3,45	1,11	3,05	2,93	0,31	0,15	0,39	1,25	0,35	0,39
	s^2	54,3	28,2	35,3	45,2	–	–	–	3,69	–	–
	A.R.	25 %	5 %	9 %	19 %	2 %	1 %	2 %	3 %	2 %	5 %
Thysanoptères	$\overline{X}$	0,16	0,31	0,33	0,19	0,40	0,45	0,27	0,23	0,23	0,19
	s^2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	A.R.	–	1,5 %	1 %	–	2 %	4 %	1 %	1 %	1 %	2 %
Phytocoris sp	$\overline{X}$	0,29	0,12	0,25	–	–	–	1,24	7,19	–	0,03
	s^2	–	–	–	–	–	–	4,97	478,7	–	–
	A.R.	2 %	1 %	1 %	–	–	–	6 %	15 %	–	–
Epicrius sp	$\overline{X}$	0,91	0,60	1,00	0,44	0,83	0,62	1,65	2,11	1,43	1,56
	s^2	5,09	1,89	2,36	0,68	2,57	1,15	1,67	5,39	5,28	10,9
	A.R.	6,5 %	3 %	3 %	3 %	4 %	5 %	8 %	5%	8 %	18 %
Xenilla grisea	$\overline{X}$	0,28	0,16	0,05	0,03	0,45	0,05	1,48	0,49	0,53	0,32
	s^2	2,66	–	–	–	–	–	46,2	5,68	4,11	–
	A.R.	2 %	–	–	–	3 %	–	6 %	1 %	3 %	4 %
Entomobrya nivalis	$\overline{X}$	0,05	0,04	0,13	0,04	0,05	0.13	0,39	1,96	0,09	0,39
	s^2	–	–	–	–	–	–	–	22,1	–	–
	A.R.	–	–	–	–	–	1 %	2 %	4 %	–	4 %
Anurophorus laricis	$\overline{X}$	0,09	–	–	0,01	0,05	0,07	0,61	0,02	0,12	0,55
	s^2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6,03
	A.R.	–	–	–	–	–	–	3 %	–	1 %	6 %
Total des Micro-arthropodes (moyenne par quadrat)		13,77	20,72	32,77	12,28	18,27	12,60	21,36	47,95	16,63	8,16

Légende : $\overline{X}$ = moyenne par quadrat
s^2 = variance
A.R. = Abondance relative

stations, à l'épiphyte et aux sites c'est-à-dire à la pollution.

A défaut de pouvoir effectuer une analyse de variances (modèle partiellement hiérarchisé) à trois critères (zone, épiphyte, temps) nous avons effectué trois analyses distinctes à deux critères. Il n'est pas possible, en effet, de traiter simultanément les trois critères étant donné l'absence de lichens dans la zone fort polluée. Les trois analyses se présentent comme suit :

1. – Modèle fixe avec un facteur temps et un facteur « groupes de sites » (algues en milieu très pollué, en milieu peu pollué et en milieu témoin; lichens en milieu peu pollué et en milieu témoin);
2. – Modèle fixe avec un facteur temps et un facteur zone (nombre inégal d'observations).
3. – Modèle fixe : temps et épiphyte (nombre inégal d'observations).

Le tableau 4 donne la synthèse des effets qui se sont révélés significatifs. Ce tableau montre que non seulement la plupart des premières impressions se confirment mais que la majorité des espèces ou des groupes présentent une signification écologique précise.

Une importante remarque s'impose. Malgré les diverses précautions prises lors de l'élaboration du protocole d'échantillonnage, précautions visant à réduire la variabilité du matériel, il est apparu que l'abondance d'un grand nombre d'espèces variait considérablement d'une station à l'autre dans une même zone de pollution. C'est notamment le cas de *Humerobates* dont l'abondance peut varier de 1 à 40 individus *en moyenne* par quadrat dans la zone moyennement polluée. Cette grande variabilité se manifeste nettement à l'examen des variances présentées au tableau 3 et n'a pas permis de mettre en évidence l'influence de la pollution sur cette espèce probablement significative et très intéressante de ce point de vue parce qu'elle est présente en grand nombre partout. D'après TRAVÉ (1963) cette espèce très mobile est héliophile et si nous avons tenu compte de l'exposition de l'arbre, nous n'avons, par contre, pas contrôlé l'ensoleillement lors du prélèvement. Il se pourrait que les individus se répartissent sur le tronc parallèlement à l'héliocycle et peut-être des prélèvements réalisés à un moment précis de la journée à l'ombre seraient moins riches que ceux réalisés sur la partie ensoleillée du tronc. Cette hypothèse est à vérifier par exemple en disposant des pièges comme des petites feuilles de papier enduites de glu et fixées

TABLEAU 4

Synthèse de la comparaison des abondances par analyse de variance

(+ ou – indique un effet « favorable » ou défavorable; > ou < indique une augmentation ou une diminution de la densité selon l'épiphyte ou la saison)

	Effet épiphyte	Effet saisonnier	Effet site (pollution)	Interaction saison-site
Micreremus	S (Al > L)	–	S (–)	–
Atropos	–	–	S (+)	–
Humerobates	S (Al < L)	–	–	–
Dometorina	SS (Al < L)	S (a < s)	S (–)	–
Zygoribatula	–	SS (a > s)	–	SS
Entom. nivalis	SS (Al < L)	–	S (–)	S
Prédateurs	SS (Al < L)	SS (a > a)	SS (–)	–
Total collemboles	S (Al < L)	–	S (–)	–

S = significatif au seuil 5 % L = lichens
SS = significatif au seuil 1 % a = avril
Al = algues s = septembre

verticalement sur le tronc afin de suivre le déplacement journalier des animaux. (cfr. JALIL, 1969; MURPHY et BALLA, 1971).

Les résultats des analyses de variance vont nous permettre de dégager un certain nombre de groupes écologiques, c'est-à-dire des ensembles significatifs d'espèces indiquant des conditions de vie particulières ou présentant un même type de localisation spatiale ou temporelle. Ceci impliquerait, par conséquent, un mode de vie assez semblable. Trois critères sont utilisés pour l'établissement de ces groupes :
— la sensibilité à la pollution,
— l'influence de l'épiphyte,
— la variation saisonnière.

1. Un groupe de 5 espèces ou ensemble d'espèces montrent une sensibilité nette vis-à-vis de la pollution; il s'agit de deux espèces d'Oribates (*Dometorina* et *Micreremus*), d'une espèce de Collembole (*Entomobrya nivalis*), du total des Acariens prédateurs et du total des Collemboles. Ce groupe comporte des espèces liées aux lichens, sauf *Micreremus brevipes* qui, il faut en souligner l'intérêt, est liée aux algues.

2. Une espèce semble favorisée par la pollution, il s'agit de *Atropos « divinatoria »* (Psocoptère).

3. Un troisième groupe comporte les espèces sensibles à la pollution et non liée à un épiphyte en particulier : il s'agit des *Thrips* et d'un Acarien prédateur du genre *Epicrius*.

4. Quatre espèces ou ensemble d'espèces présentent de plus une importante variation saisonnière et, à ce titre, ne peuvent être choisies comme bioindicateurs. Ce sont *Dometorina plantivaga, Zygoribatula exilis,* les Acariens prédateurs et l'Hémiptère *Phytocoris* sp.

5. Enfin, un dernier groupe comporte les espèces simplement liées aux lichens, il s'agit du Collembole *Anurophorus laricis* et de l'Oribate *Humerobates rostrolamellatus* dont nous avons déjà parlé.

De ceci, il apparaît que certains Microarthropodes montrent un certain intérêt comme bioindicateurs. C'est particulièrement vrai en ce qui concerne *Micreremus brevipes,* Oribate de petite taille de l'ordre de 300 μ, caractérisé par un applatissement dorsoventral et la petitesse de ses pattes. Cette espèce présente les caractéristiques recherchées :
— étant inféodée au *Protococcus* on la trouvera quasi partout sauf, bien entendu, là où la pollution est tellement marquée que l'algue a disparu;
— elle est toujours très abondante;
— c'est une espèce exclusive au milieu corticole.

Parmi les autres espèces, deux encore retiendront notre attention : *Atropos divinatoria* et *Epicrius*. Les Psoques en général sont réputés pour leur grande résistance aux agents défavorables du milieu et surtout à la sécheresse. Il n'est pas étonnant, dès lors, de les retrouver aussi bien en milieu corticole que dans les maisons, les greniers, les vieux livres etc. Le cas d'*Atropos* mérite l'attention car cet insecte pourrait servir d'indicateur de pollution et, à la limite, son extrême abondance dans les milieux très pollués, fait qui a été confirmé par des prélèvements ultérieurs et par le travail de GILBERT (1971), devrait être utilisée pour quantifier les teneurs en pollution atmosphérique. Cette croissance, cependant, est probablement à mettre en relation avec la disparition des prédateurs et des compétiteurs.

d) LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE.

L'analyse synécologique a pour but de dégager des propriétés utiles à la mise en évidence de niveaux de pollution. Parmi les indices synthétiques caractérisant les communautés vivantes, retenons-en deux principaux; d'une part le flux énergétique c'est-à-dire la vitesse des transferts de matière et d'énergie y compris l'efficience de ces transferts et d'autre part la diversité spécifique. Le premier problème, fort étudié de nos jours, et pas toujours de la manière la plus efficace, nécessite une connaissance exhaustive des régimes alimentaires, des densités et des biomasses. Aussi, c'est un objectif hors de portée dans l'état actuel de nos connaissances du milieu corticole.

En ce qui concerne la diversité spécifique, tout inventaire qualitatif et quantitatif permet d'en donner une estimation même si celle-ci n'est pas établie sur l'intégralité de la faune et de la flore. Elle se mesure

par diverses fonctions mathématiques et exprime pour une communauté vivante à la fois la richesse en espèces et en individus et le modèle de répartition de ces individus parmi ces espèces. Très souvent, le modèle est imposé par le choix de l'indice comme par exemple l'indice de diversité α de FISHER qui implique que la répartition des individus parmi les espèces s'ajuste avec une série logarithmique. Ce postulat est loin d'être toujours vérifié étant donné la rigidité de ce modèle. Actuellement, on utilise de plus en plus la fonction H de SHANNON comme mesure de la diversité spécifique ou de la stabilité d'une biocénose (voir par exemple PIELOU 1969). Cette fonction a le gros avantage de tenir compte de la structure de la communauté c'est-à-dire du *spectre d'abondance relative*. On peut ainsi imaginer divers cas de biocénoses structurellement différentes qui ne seraient pas différenciées par les indices de diversité classiques mais bien par la fonction H de SHANNON.

Dans l'optique des recherches que nous relatons ici une hypothèse s'imposait. Il va de soi que la perturbation apportée par la pollution atmosphérique devait déséquilibrer la biocénose, éliminer les espèces sensibles, et appauvrir considérablement l'effectif spécifique. En conséquence, et cette hypothèse est logique, la diversité spécifique doit décroître dans le sens milieu sain — milieu très pollué.

Or, comme le montre la figure 2, cette hypothèse est largement infirmée puisque c'est l'inverse qui se produit : la diversité moyenne est la plus élevée dans la zone polluée et la plus faible dans la zone de référence. On remarquera que ce ne peut être le fait du hasard puisque le phénomène se marque aussi bien pour la biocénose des *Protococcus* que pour celle des lichens.

L'analyse indique donc que plus la biocénose est soumise à la pollution, plus elle est diversifiée et stable alors que la logique voudrait l'inverse étant donné la complémentarité entre stabilité et diversité telle qu'elle est admise actuellement (MAC ARTHUR, 1955, 1965; PIELOU, 1966, 1969; ODUM, 1971... etc.). Dès lors nous proposerons l'explication suivante qui tient à la fois de facteurs relevant de l'outil utilisé (la fonction H de SHANNON) et de la théorie sur la perturbation des écosystèmes.

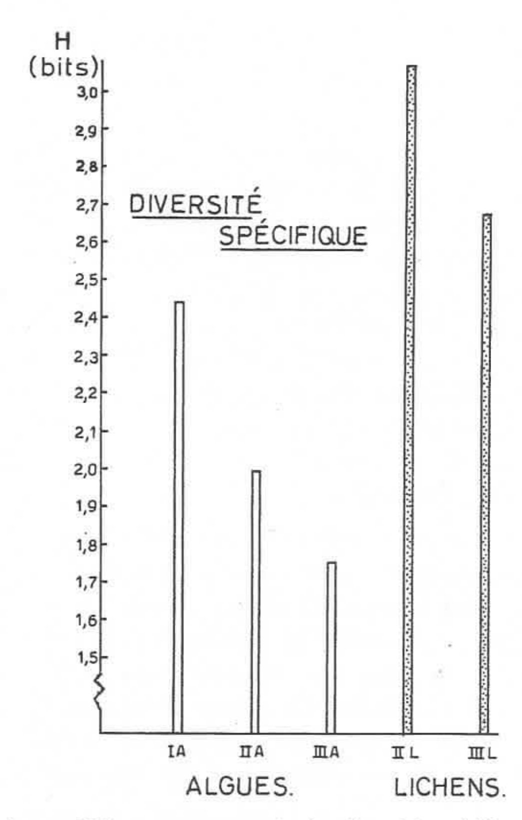


FIG. 2. — Valeurs moyennes de la diversité spécifique des Microarthropodes pour les trois zones de pollution.
I zone fortement polluée;
II zone moyennement polluée;
III zone faiblement polluée;
A = prélèvements d'écorces recouvertes d'algues;
L = prélèvements d'écorces recouvertes de lichens.

Quelques conjectures doivent d'abord être énoncées. En premier lieu, on peut supposer qu'en raison de l'implantation croissante et récente du zoning industriel dans la région de Gand-Zelzate la microfaune corticole est en pleine évolution et n'a pas encore atteint un équilibre second qui devrait correspondre à une stabilité inférieure à celle de la biocénose de départ. Le phénomène observé serait par conséquent une *étape intermédiaire* d'une transformation profonde de la communauté animale, étape pour laquelle la complémentarité entre diversité et stabilité est erronée. Il faut souligner, en effet, que cette équivalence diversité-stabilité n'est énoncée que pour les biocénoses climax. Dans cette perspective, il faudrait considérer que plus il y a un écart de

diversité entre le milieu naturel de référence et le milieu perturbé, plus le déséquilibre est grand que cet écart soit positif ou négatif. Il va de soi que nous sommes ici dans une situation de perturbation importante car, comme le soulignent WHITTAKER et WOODWELL (1973) de *faibles perturbations* peuvent en effet aboutir à une diversité spécifique accrue.

Par ailleurs, notre interprétation n'est valable que si la pollution n'affecte que les espèces abondantes. Ceci apparaît clairement dans l'exemple théorique suivant. Soit une biocénose soumise à un facteur perturbant agissant de manière continue mais qui n'a pas encore marqué pleinement ses effets de telle manière qu'aucune espèce importante n'a été éliminée. Soulignons que c'est justement ce que l'on peut observer pour le problème qui nous concerne. Pour la facilité, cette biocénose exemplative est composée de cinq espèces représentées en moyenne par 60, 20, 10, 5 et 5 individus. Le facteur perturbant agit surtout sur les espèces abondantes occasionnant, par exemple, un taux de mortalité de 60 % sur la première, de 50 % sur les deux suivantes et pratiquement sans effet sur les deux dernières. Les effectifs numériques moyens deviendront par conséquent de 25, 10, 5 et 5 individus c'est-à-dire une répartition plus homogène de l'abondance relative. Cette plus grande homogénéité ou parité spécifique est précisément le facteur le plus important dans la mesure de la diversité spécifique par utilisation de la fonction H de SHANNON. Dans l'exemple fictif évoqué ici, la diversité de départ mesurée par cette fonction est de 1,67; après l'action différentielle d'un facteur de déséquilibre la situation *transitoire* correspond à une diversité plus élevée de 1,96.

La théorie que nous énonçons ici est résumée à la figure 3. Une biocénose naturelle, stable, d'un niveau de diversité spécifique déterminé, soumise à un facteur perturbant passerait tout d'abord par une phase de diversité croissante. Celle-ci résulterait d'une *anarchie dans la répartition numérique de l'abondance* des différentes espèces et d'une action plus prononcée sur les espèces les plus denses. Au stade terminal seulement, le niveau de diversité serait plus bas que la biocénose naturelle correspondante. D'autre part, l'équivalence entre diversité et stabilité n'aurait de sens qu'à l'origine et à l'arrivée de cette séquence; entre les deux extrêmes l'instabilité ou si l'on préfère la désorganisation pourrait se mesurer par l'écart de diversité spécifique par rapport à la biocénose naturelle. Ceci n'est évidemment qu'une

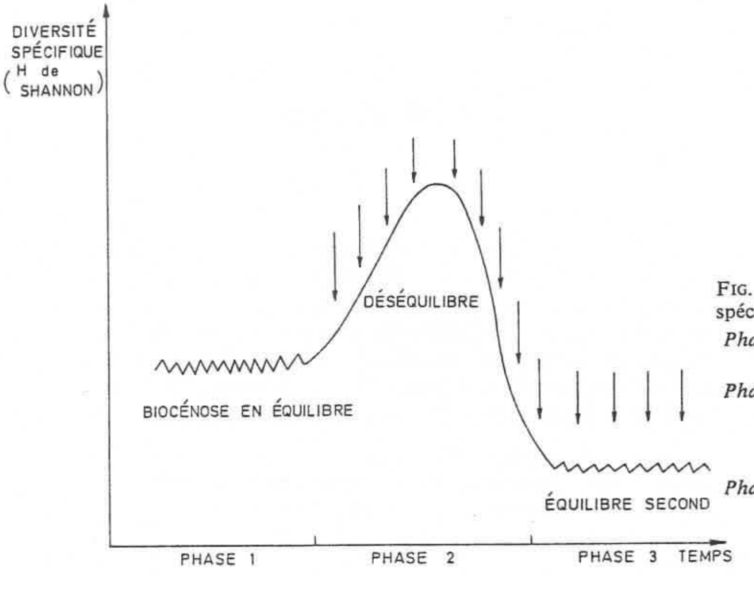


FIG. 3. — Schéma hypothétique de l'évolution de la diversité spécifique d'une biocénose soumise à un facteur perturbant.
Phase 1 : équilibre de base. La biocénose est caractérisée par un niveau moyen donné de diversité spécifique.
Phase 2 : anarchie. La parité spécifique et donc la diversité augmentent (comme dans un jardin botanique ou zoologique) par réduction des espèces dominantes. C'est une phase transitoire.
Phase 3 : équilibre second. Le facteur perturbant est intégré dans l'écosystème. La compétition, la prédation... etc rétablissent une biocénose équilibrée mais moins diversifiée que la biocénose initiale.

hypothèse qu'il est difficile d'étayer par des faits et qui montre l'importance de l'étude des successions artificielles pour mieux comprendre les mécanismes d'équilibre des biocénoses. On ajoutera, cependant, que le même phénomène se retrouve, mais de manière atténuée, dans certains cas de pollution organique des eaux douces. Les zones α et β mésosaprobiques sont, en effet, souvent plus diversifiées que la zone oligosaprobique de référence (*).

V. — CONCLUSIONS

L'étude dont nous avons relaté quelques aspects fait apparaître un certain nombre de conclusions.

1. La première concerne l'hétérogénéité du milieu corticole; celle-ci est beaucoup plus grande que prévu au début de la recherche et rend plus difficile une analyse fine destinée à mettre en évidence de petites variations dues aux polluants atmosphériques. Il serait cependant possible de revoir et de mieux standardiser l'échantillonnage en prélevant des quadrats plus petits et en mesurant, par une échelle semi-quantitative, les disponibilités alimentaires et spatiales de chaque échantillon. D'autre part, il y aurait lieu de mettre l'accent sur les relations qualitatives et quantitatives entre l'espèce de lichen et les espèces animales qui tion des critères :

2. D'un autre côté, si la classification des niveaux de pollution établie par la végétation se confirme, la caractérisation de ces niveaux par quelques critères animaux est une approche d'avenir. L'utilisation des critères :

— abondance de *Micreremus brevipes* et celle de *Atropos;*
— abondance des prédateurs;
— niveau de diversité spécifique;

donne une bonne discrimination entre les niveaux de pollution. On peut prévoir qu'après la réduction de l'hétérogénéité cette approche autorisera l'apport de nuances que l'analyse de la végétation épiphytique ne pourrait différencier. Il va de soi, cependant, que ces deux types d'approche doivent se réaliser simultanément et non à plusieurs années d'intervalle comme ce fut le cas ici.

3. Les résultats obtenus pour l'étude de la diversité spécifique incitent à revoir les données traditionnelles à cet égard et notamment la complémentarité entre diversité et stabilité. Un état de désorganisation est en effet susceptible d'augmenter la parité spécifique et donc la diversité mesurée par la fonction H de SHANNON. Cet état doit, nous semble-t-il, être considéré comme transitoire et déboucher sur un équilibre second comme illustré à la figure 3.

4. L'étude globale des niveaux trophiques et des analyses plus détaillées de systèmes spécifiques, proie-prédateur par exemple, offriraient la possibilité de mieux fouiller les problèmes des incidences de la pollution sur les biocénoses corticoles. C'est notamment dans cette orientation et aussi dans l'étude analytique de certains polluants sur la fécondité et la survie que devraient s'orienter les recherches futures.

(*) Une recherche récente (GREGOIRE-WIBO, LEBRUN et BURLACU, 1975) consacrée à l'incidence de traitements pesticides sur la faune du sol fait apparaître le même phénomène. Ce sont, en effet, les parcelles témoins et celles subissant les traitements faibles qui présentent la diversité spécifique la plus basse tandis que les parcelles traitées à plusieurs reprises par des herbicides et des insecticides organochlorés présentent la diversité spécifique la plus élevée.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie ses collègues J. de SLOOVER et J. LEBRUN du laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Louvain pour leurs critiques et conseils. Il remercie ses collaborateurs et amis qui lui ont prodigués de nombreux conseils et suggestions et en particulier Madame C. GRÉGOIRE-WIBO, Messieurs G. WAUTHY, R. COVARRUBIAS, H. ANDRÉ et R. MIGNOLET.

Enfin il réserve une mention toute particulière pour l'aide technique et le dévouement de Madame S. EVRARD-DEGENEFFE et de Monsieur E. JAL.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ (H.), 1974. — Introduction à l'étude écologique des communautés de Microarthropodes corticoles soumises à la pollution atmosphérique. 1. Les microhabitats corticoles. (Sous presse).

BARKMAN (J.J.), 1958. — Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Van Gorcum et Co. Assen. Netherlands.

BROADHEAD (E.), 1958. — The Psocid fauna of larch trees in northern England. An ecological study of mixed populations exploiting a common resource. *J. Anim. Ecol.*, **27**, 217-263.

CASSAGNAU (P.), 1961. — Ecologie du sol dans les Pyrénées centrales. Les biocénoses de Collemboles. *Act. Scient. et Industr.*, **283**, 235 p.

DEROUANE (A.), GRANDJEAN (J.), LEGRAND (M.) et VERDUYN (G.), 1975. — La pollution atmosphérique par les oxydes de souffre et la fumée en Belgique au cours de la période du 1er avril 1972 au 31 mars 1973. Ministère de la Santé Publique et de l'Environnement. Institut d'Hygiène et d'Epidémiologie. Publ. Série 1, n° 88, 66 p. (I.R.M. Bruxelles).

De SLOOVER (J.), 1964. — Végétaux épiphytiques et pollution de l'air. *Rev. Quest. Sci.*, **135**, 531-561.

De SLOOVER (J.), 1964*a*. — A propos de la spécificité des épiphytes corticoles pour leur hôte. *Bull. Acad. Roy. Belg.* (Cl. des Sciences), 458-469.

De SLOOVER (J.), 1967. — Pollutions atmosphériques et tolérance spécifique chez les Lichens. *Soc. Bot. Fr. Colloque sur les lichens.* 205-217.

De SLOOVER (J.) et LAMBINON (J.), 1965. — Contribution à l'étude des lichens corticoles du bassin de la Dendre. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **98**, 229-273.

De SLOOVER (J.) and LEBLANC (F.), 1968. — Mapping of atmospheric pollution on the basis of lichen sensitivity. *Proc. Symp. Recent Adv. Trop. Ecol.*, 42-56.

DUFFEY (E.A.G.), 1969. — The seasonal movements of *Clubiona brevipes* BLACKWALL and *Clubiona compta* C.L. KOCH on oak trees in Monks Wood, Hutingdonshire. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **1**, 29-32.

ELBOURN (C.A.), 1970. — Influence of substrate and structure on the colonization of an artifact stimulating decaying oak wood on oak trunks. *Oïkos*, **21**, 32-41.

FAGER (E.W.), 1968. — The community of Invertebrates in decaying oak wood. *J. Anim. Ecol.*, **37**, 121-142.

FREITAG (R.) and HASTINGS (L.), 1973. — Kraft mill fallout and ground beetle populations. *Atmospheric Environment*, **7**, 587-588.

GABBUTT (P.D.), 1968. — The spiders of an oak wood in southeast Devon. *Entom. month. Mag.*, **92**, 351-358.

GEHU (J.M.), BON (M.), DELZENNE (Ch) et ROSE (F.), 1973. — Essai de cartographie de la pollution atmosphérique acide dans le nord de la France en relation avec la toxisensibilité des lichens épiphytes. Comptes Rendus Hebd. des Séances de l'Acad. des Sciences, D. **276**, 729-732.

GILBERT (O.L.), 1965. — Lichens as indicators of air pollution in the Tyne valley. Ecology and the industrial society. Blackwell Scientific publications. Oxford. 35-47.

GILBERT (O.L.), 1969. — The effect of SO_2 on lichens and bryophytes around Newcastle upon Tyne. Air Pollution – Proceedings of the first European Congress on the influence of air pollution on plants and animals. Wageningen 1968. 223-235.

GILBERT (O.L.), 1970. — A biological scale for the estimation of sulphur dioxide pollution. *New Phytol.*, **69**, 629-634.

GILBERT (O.L.), 1971. — Some indirect effects of air pollution on bark-living invertebrates. *J. appl. Ecol.*, **8**, 77-84.

JALIL (M.), 1969. — The life cycle of *Humerobates rostrolamellatus* GRANDJEAN, 1936 (*Acari*). *J. Kans. Entom. Soc.*, **42**, 526-530.

LAMBINON (J.), 1973. — Indicateurs biologiques de la pollution de l'air. *Economie et Médecine animales*, **14**, 21-31.

LEBLANC (F.) et De SLOOVER (J.), 1970. — Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can. J. Botany*, **48**, 1485-1496.

LEBRUN (Ph.), 1965). — Quelques caractéristiques des communautés d'Oribates (Acari : Oribatei) dans trois biocénoses de Moyenne-Belgique. *Oïkos*, **16**, 100-108.

LEBRUN (Ph.), 1965*a*. — Contribution à l'étude écologique des Oribates dans une forêt de Moyenne Belgique. *Mém. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.*, n° 153, 96 pp.

LEBRUN (Ph.), 1971. — Ecologie et biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. Roy. Sc. nat. Belg.*, **165**, 203 p.

MacArthur (R.H.), 1955. — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533-536.

MacArthur (R.H.), 1965. — Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, **40**, 410-533.

Murphy (P.W.) and Balla (A.N.), 1971. — The bionomics of *Humerobates rostrolamellatus* Grandjean (*Cryptostigmata-Ceratozetidae*) on fruit trees. Proceedings of the 3rd International Congress of Acarology. Prague 1971, 97-104.

Niedbala (W.), 1969. — Arboreal moss-mites fauna (*Acari, Oribatei*) in Poznan environs. *Bull. entomol. Pologne*, **34**, 83-94.

Novakova (E.), 1969. — Influence des pollutions industrielles sur les communautés animales et l'utilisation des animaux comme bioindicateurs. Air Pollution - Proceedings of the first European Congress on the influence of air pollution on plants and animals. Wageningen, 1968, 41-48.

Nylander (W.), 1866. — Les lichens du jardin du Luxembourg. *Bull. Soc. Bot. France*, **13**, 364-372.

Odum (E.P.), 1971. — Fundamentals of ecology. (third edition). W.B. Saunders, Philadelphia, 574 p.

O'Hare (G.), 1973. — Lichen technique of pollution assessment. *Area*, **5**, 223-229.

Pearson (L.) et Skye (E.), 1965. — Air pollution affects pattern of photosynthesis in *Parmelia sulcata*, a corticolous lichen. *Science*, **3677**, 1600-1602.

Pielou (E.C.), 1966. — The measurement of diversity in different types of Biological Collections. *J. Theoret. Biol.*, 13, 131-144.

Pielou (E.C.), 1969. — An introduction to Mathematical Ecology. J. Wiley, New York, 286 pp.

Psorchn-Walcher (H.) et Gunhold (P.), 1957. — Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moss- und Flechtenrase and Park- und Wald baümen. *Z. Morphol. u. Ökol. Tiere*, **46**, 342-354.

Pyatt (F.B.), 1970. — Lichens as indicators of air pollution in a steel producing town in south Wales. *Environ. Poll.*, **1**, 45-56.

Saunders (P.J.W.), 1970. — Air pollution in relation to lichens and fungi. *Lichenologist*, **4**, 337-349.

Sundström (K.R.) and Hallgren (J.E.), 1973. — Using lichens as physiological indicators of sulfurous pollutants. *Ambio*, **2**, 13-21.

Travé (J.), 1963. — Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie et Milieu*, suppl. **14**, 267 p.

Travé (J.), 1969. — Sur le peuplement des lichens crustacés des îles Salvages par les Oribates (Acariens). *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **6**, 239-248.

Turnbull (A.L.), 1960. — The spider population of a stand of oak (*Quercus robur* L.) in Wythal Woods, Berks., *England. Can. Ent.*, **92**, 110-124.

Vanek (J.), 1967. — Industrieexhalate und Mossmilbengemeinschaften in Nordböhmen. Progress in Soil Biology, O. Graff and J.E. Satchell éd., North-Holland Publ. Comp., Amsterdam, 331-339.

Whittaker (R.H.) and Woodwell (G.M.), 1973. — Retrogression and coenocline distance. Ordination and Classification of Communities, R.H. Whittaker éd., Junk, The Hague, 54-73.